Bond A. B. The foraging behaviour of lacewing larvae on vertical rods // Anim. Behav.— 1983.— **31**, N 4.— P. 990—1004.
Cartwright B. A., Collett T. S. Landmark learning in bees // J.Compar. Physiol.— 1983.— **A 151**, N4.— P. 521—544.
Heinrich B. Do bumblebees forage optimally, and does it matter? // Amer. Zool.— 1983.— **23**, N 2.— P. 273—281.
Hoffmann G. The random elements in the systematic search behavior of the desert isopod Hemilepistus reaumuri // Behav. Ecol. and Sociobiol.— 1983.— **13**, N 2.— P. 81—92.
Kennedy J. S. Zigzagging and casting as a programmed response to wind-borne odour: a review // Physiol. Entomol.— 1983.— **8**, N 2.— P. 109—120.
Matić T. Electrical inhibition in the retina of the butterfly Papilio // J. Compar. Physiol.— 1983.— **A 152**, N 2.— P. 169—182.
Putnam C. D. The non-random behaviour of Aleochara bilineata Gyll. (Coleoptera, Staphylinidae) in a Y-maze with neither reward nor punishment in either arm // Animal Behav.— 1962.— **10**, N 1/2.— P. 118—125.
Pyke G. Optimal foraging: movement patterns of bumblebee between inflorescences // Theor. Popul. Biol.— 1978.— **13**, N 1.— P. 72—98.
Schaller F., Bänsch R. Das Suchverhalten der aphidivoren Insektenlarven // Zool. Anz.— 1963.— **171**, N 9/10.— P. 359—363.
Waddington K. D., Heinrich B. The foraging movements of bumblebees on vertical "inflorescences": an experimental analysis // J. Compar, Physiol.— 1979.— **134**, N 2.— P. 113—118.
Wehner R., Srinivasan M. V. Searching behaviour of desert ants, genus Cataglyphis (Formicidae, Hymenoptera) // Ibid.— 1981.— **A142**, N 3.— P. 315—338.
Wilson D. M., Hoy R. R. Optomotor reaction, locomotory bias and reactive inhibition in the milkweed bug Oncopeltus and the beetle Zophobas // Z. vergl. Physiol.— 1968.— **58**, N 1.— S. 136—152.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 29.03.85

УДК 595.787 (477.7)

Г. Н. Никитенко

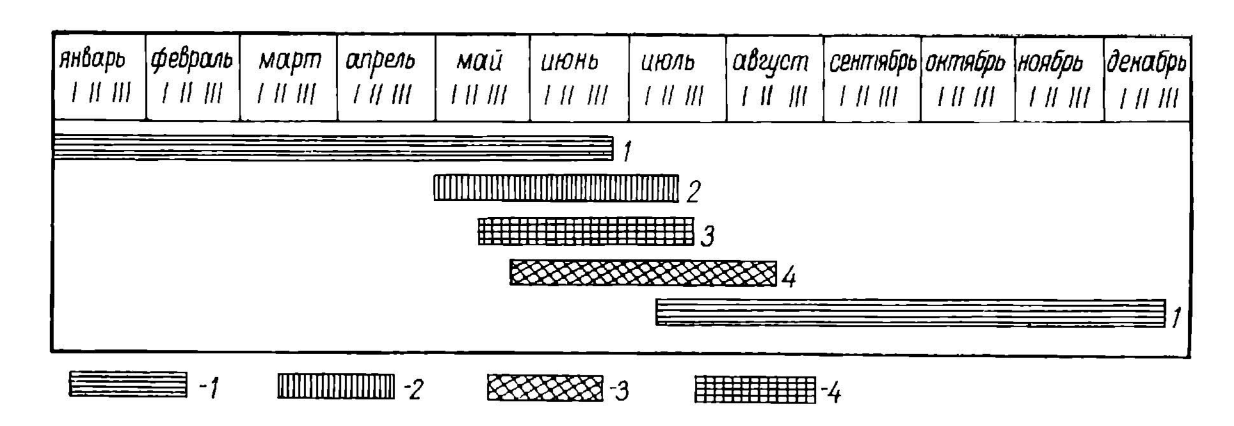
КРЕСТОВНИКОВАЯ КРАСНУШКА В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

Крестовниковая краснушка (*Hipocrita jacobeae* L.) — один из немногих видов медведиц, для гусениц которой свойственна узкая олигофагия; личинки питаются исключительно растениями рода *Senecio*. С начала 30-х годов краснушкой как потребителем злостного сорняка европейского происхождения — крестовника Якоба (*S. jacobaea* L.) заинтересовались в Северной Америке, Австралии и Новой Зеландии. Высокая токсичность крестовника и способность к быстрой регенерации делают его серьезным сорняком пастбищ. Для борьбы с крестовником неоднократно предпринимались попытки интродукции краснушки из различных районов Центральной Европы и проводилась работа по изучению особенностей ее экологии в ряде европейских стран и местах интродукции (Meijden, 1971; Schmidl, 1972; Harris et al., 1975; Myers, Campbell, 1976; Dempster, 1982; Cox, Mcevol, 1983). В отечественной литературе нет сведений по экологии данного вида, он лишь приводится в списках чешуекрылых отдельных регионов СССР.

Работа по изучению экологических особенностей крестовниковой краснушки проводилась в Черноморском заповеднике и на прилежащих территориях (Херсонская и Николаевская обл.) в 1974, 1977, 1978, 1983, 1984 гг. Проводили полевые наблюдения фенологии, хорологической структуры, биоценотических связей нижнеднепровской популяции *H. jacobaeae*, в полевых и лабораторных условиях изучали плодовитость, динамику откладки яиц, выживаемость, потребление корма, динамику роста данного вида.

Крестовниковая краснушка в условиях Нижнего Приднепровья появляется в начале мая (рисунок). Лёт продолжается до начала июля. Бабочки обоих полов имеют дневную активность с утренним и вечерним пиками, редко летят на свет (2 ♂ за весь период работы). Начало яйцекладки отмечено в I декаде мая, последние кладки встречаются до

II декады июля, гусеницы — со II декады мая до начала августа. Реальная плодовитость самок — 278,47±17,41 яиц, потенциальная — 430,32±31,30. Продолжительность жизни бабочек (по результатам мечения в природе и лабораторным наблюдениям) — в пределах двух недель. Зимует куколка, отрождение бабочек при зимовке в условиях лаборатории составляет 15—20 %, гусениц 95—97 %. В Нижнем Принепровье основным кормовым растением краснушки является широко распространенный сорняк с двухлетним циклом развития — крестовник



Сроки развития крестовниковой краснушки в условиях Нижнего Приднепровья: *1* — куколка; *2* — бабочка; *3* — яйцо; *4* — гусеница.

днепровский (*Senecio borysthenicus* Andrz.), реже наблюдается питание на однолетнем крестовнике весеннем (*S. vernalis* Waldst et Kit.), вегетация которого в основном заканчивается к концу мая.

Для хорологической структуры нижнеднепровской популяции вида характерна заметно выраженная агрегированность. Она проявляется в распределении бабочек и гусениц. По нашим наблюдениям, имаго держатся на территории площадью около 0,25 км^2 в районе мест отрождения и ни постоянные вспугивания, ни отлов с целью мечения не вызывают значительных перемещений с данной территории. Имеющиеся данные о перемещении отдельных особей на значительные расстояния следует связывать с ветровым заносом (Williams et al., 1942).

Яйца, как правило, откладываются в местах отрождения кучно, но каждая особь откладывает несколько порций яиц. Размеры каждой кладки 5—34, в среднем 17,77±7,91 яиц. В зависимости от размеров куста крестовника самка может откладывать на одно растение как одну, так и несколько кладок. На площади в 1 км^2 можно обнаружить от 2 до 15 мест выплода гусениц медведицы. В каждом из них отмечалось от 8 до 158 гусениц, густо заселявших растения крестовника днепровского. Следует отметить, что в местах обитания краснушка существенного угнетающего влияния на популяцию кормового растения не оказывает.

Нами была изучена динамика откладки яиц крестовниковой краснушки исследуемой популяции в лабораторных условиях. Для этого оплодотворенные самки по одной помещались в садки с веточками крестовника. Корм меняли ежедневно в одно и то же время. Учитывали количество отложенных за сутки яиц и взвешивали 30 яиц из отложенных каждой самкой — по 10 яиц в навеске в период массовой откладки и все яйца в навеске в последующие дни яйцекладки. Взвешивали на торзионных весах WT тип PRLT-5. Полученные данные представлены в табл. 1.

Основное число яиц (86,76 %) откладывается самками на протяжении первых трех дней. Среднее количество яиц, приходящихся на одну яйцекладущую самку, также максимально в 1-й день, достоверно отличаясь от числа яиц, отложенных в последующие дни ($p<0{,}01$). Средний вес яиц достоверно больше в 1-й день откладки по сравнению со 2-м и последующими ($t=11{,}38$; $p<0{,}001$). В целом по выборке за весь период откладки средняя масса 10 яиц была 0,328—0,0093 мг. От среднестати-

стического показателя достоверно отличаются яйца, отложенные в три первых и три последних дня откладки.

Кроме того, анализ данных относительно продолжительности откладки яиц показал, что при колебаниях в пределах от одних до 12 суток средняя продолжительность откладки по выборке составляла 6,8±±0,07 сут. Однако из 15 ♀, использованных в опыте, треть откладывала яйца в течение не более 2 сут, у остальных яйцекладка была значи-

Таблица 1. Количество и масса отложенных яиц

День откладки	Всего яиц	Количество яйцекладущих самок	Количество яиц у одной самки	Масса 10 яиц, мг
1	2083	15	138,87±13,93	0,393±0,0045
2	954	14	68,07±9,82	0,372±0,0044
3	685	7	97,86±15,22	0,350±0,0056
4	156	6	26,00±2,94	0,340±0,0082
5	142	5	29,40±8,18	0,332±0,0037
6	56	4	14,75±7,25	0,334±0,0042
7	29	3	9,67±1,20	0,318±0,0012
8	17	2	8,50±2,50	0,312±0,0025
9	39	3	13,00±3,66	0,315±0,0032
10	62	3	20,67±6,49	0,291±0,0041
11	25	1	25,00	0,294±0,0015
12	39	2	19,50±6,50	0,298±0,0005

тельно продолжительнее, в среднем 9,3±0,76 сут. Таким образом, в изучаемой популяции имеется две группы самок — с коротким и с длительным периодами яйцекладки. Вероятно, эти различия носят приспособительный характер.

В то же время наблюдения показали, что процесс яйцекладки имеет дискретный характер, и число дней откладки яиц одной самкой по всей выборке составило 4,33±0,63 сут, а для самок с продолжительной яйцекладкой — 5,60±1,04 сут. Причем, если сравнение соответствующих величин на основании формального статистического анализа отличий не выявляет, то сравнение по методу И. А. Ойвина (1960) показывает наличие достоверных различий между величинами периода откладки яиц и числа дней откладки, как по выборке в целом ($t=3,68$; $p<0,01$), так и только для самок, имеющих продолжительную яйцекладку ($t=100,5$; $p<0,001$).

Характер падения массы яиц за период откладки графически близок к прямой и полностью укладывается в границы дисперсии усредненной прямолинейной зависимости. Среднее же количество отложенных одной самкой яиц имеет 2 пика в 1-й и 3-й дни откладки, а для периода с 4-го по 12-й день незначительно отклоняется от средней величины, полностью укладываясь в рамки дисперсии. Исходя из того, что отклонения массы одного яйца от средней для данной популяции величины в пределах нескольких сотых миллиграмма не сказывается на жизнеспособности отрождающихся из таких яиц особей (Richards, Myers, 1980) и укладывается в пределы изменчивости популяции, а также из того факта, что аналогичные отклонения наблюдаются и в других популяциях (они же), можно предположить, что яйца, откладываемые после периода массовой откладки, являются резервом популяции *H. jacobaeae* L. За счет их, по всей вероятности, формируются малочисленные колонии гусениц, удаленные от основного микроочага, которые по предварительным наблюдениям в гораздо меньшей степени поражаются энтомофагами.

Нами в условиях Нижнего Приднепровья была также изучена динамика роста гусениц крестовниковой краснушки с начала отрождения до окукливания особей (табл. 2).

Гусениц взвешивали непосредственно перед линькой после прекра-

щения питания и в середине возраста после трехчасового голодания, пронимф — в начале образования кокона, куколок — на 3-й день после окукливания.

Данные таблицы 2 позволяют судить об общих закономерностях ростовых процессов у крестовниковой краснушки. У личинок чешуекрылых в связи с наличием мягких покровов тела рост и увеличение массы происходят почти непрерывно и прекращаются только в период линьки

Таблица 2. Увеличение массы тела развивающихся гусениц

Стадия	Количество особей	Масса, кг	Коэффициент прироста за возраст	Коэффициент прироста с начала развития	Доля от максимальной массы (%)
Яйцо	1660	0,033±0,001	—	—	0,016
I возраст	20	0,572±0,002	33,090	17,93	0,270
С I на II	20	1,092±0,048	—	33,09	0,516
II возраст	70	2,000±0,050	3,773	60,60	0,946
Со II на III	30	4,120±0,070	—	124,85	1,948
III возраст	93	11,710±0,050	4,874	354,85	5,436
С III на IV	189	20,080±0,450	—	608,49	9,436
IV возраст	226	35,280±1,020	3,522	1069,09	16,979
С IV на V	245	70,720±2,180	—	2143,03	33,434
V возраст	150	181,870±1,280	2,991	5511,21	85,982
Пронимфа	68	211,520±3,19	—	6409,70	100,000
Куколка	50	190,000±2,21	1,113	5757,58	89,826

(Traisse, 1953). Полученные данные говорят о том, что тенденции роста у *H. jacobaeae* полностью укладываются в схему, известную для гусениц других видов чешуекрылых, отличаясь лишь в деталях.

Кроме того, были получены данные о паразитах-энтомофагах крестовниковой краснушки в условиях Нижнего Приднепровья. Нами было выведено большое количество особей *Apanteles popularis* Hd. (определение А. Г. Котенко), обычного энтомофага краснушки. Поражение этих медведиц в третьем—четвертом возрастах указанным паразитом носило в местах наблюдений массовый характер (до 60—70 % особей), что соответствует данным, полученным другими исследователями для центральноевропейских популяций (Dempster, 1982; Meijden, 1971). Интересно, что отдельные гусеницы краснушки после выхода личинок апантелеса благополучно окукливались и давали плодовитых бабочек (5 экз.), хотя плодовитость последних достоверно отличалась от нормальной (потенциальная плодовитость 127,0±11,2 яиц против 430,3±±31,3 у нормальных самок, $p<0,5$). В старших возрастах наблюдалось очень сильное поражение гусениц медведицы тахинами. Были выведены мухи 4 видов: *Exorista civilis* Rd., *E. fallax* Mg., *Chaetogena* echinura R.-D., *Chaetogena* sp. (определение В. А. Рихтер). В пятом возрасте тахинами было поражено более двух третей гусениц. Наиболее массовым паразитом была *Exorista civilis* Rd.

Полученные данные позволяют дать общую экологическую характеристику нижнеднепровской популяции крестовниковой краснушки, которая принципиально не отличается от западноевропейских популяций. Количественные показатели также укладываются в рамки видовой изменчивости. Наши опыты и наблюдения позволяют сделать вывод, что в условиях юга Украины крестовники, крестовниковая краснушка и ее паразиты — виды коадаптивные, приспособившиеся к условиям существования в конкретных стабильных биоценозах.

Полученные данные не дают возможности считать крестовниковую краснушку перспективным агентом борьбы с крестовниками, т. к. чис-

ленность краснушки стабильно невысокая (выход бабочек не более 1,3—1,5 % от общего количества отложенных яиц). Кроме того, почти полная дефолиация отдельных экземпляров крестовника днепровского гусеницами не вызывала гибели растения, наблюдалось восстановление фитомассы и даже цветение. Для уничтожения другого сорняка из рода *Senecio* — крестовника весеннего — краснушку нельзя использовать вследствие расхождений в фенологии кормового растения и фитофага.

Ойвин И. А. Статистическая обработка результатов экспериментальных исследований // Пат. физиол. и эксп. терапия.— 1960.— № 4.— С. 76—85.

Cox C. S., McEvoy P. B. Effect of summer moisture stress on the capasity of tansy ragworm (Senecio jacobaea) to compensate for defoliation by cinnabar moth (Tyria jacobaeae) // J. Appl. Ecol.— 1983.— **20**, N 1.— P. 225—234.

Dempster J. P. The ecology of the cinnabar moth Tyria jacobaeae L. (Lepidoptera: Arctiidae) // Adv. Ecol. Res.— 1982.— **12**.— P. 1—36.

Fraisse R. Alimention et croissance de la larve cher Bombyx mori L. // Rev. Vers. à soie.— 1953.— 5, N 1/2.— P. 15—18.

Harris P., Wilkinson A. T. S., Neary M. E. Establishment in Canada of the cinnabar moth Tyria jacobaeae (Lepidoptera: Arctiidae) for controlling the weed Senecio jacobaea // Can. Entomol.— 1975.— **107**, N 9.— P. 914—917.

Mejden E. Senecio and Tyria in a Duch dune area. A study on an interaction between a monophagous consumer and its host plant // Dynamics Number Popul. Oosterbek, 1970.— Wagehingen Centr. Agric. Publ. Doc., 1971.— P. 390—404.

Myers J. N., Campbell B. J. Indirect measures of larval dispersal in the cinnabar moth Tyria jacobaeae (Lepidoptera: Arctiidae) // Can. Entomol. — 1976. — **108**, N 9. — P. 967—972.

Richards L. J., Myers J. H. Maternal influences on size and emergence time of the cinnabar moth // Can. J. Zool.— 1980.— **58**, N 8.— P. 1452—1457.

Schmidt L. Studies on the control of ragworm, Senecio jacobaea L., with the cinnabar moth, Callimorpha jacobseae (L.) (Arctiidae: Lepidoptera), in Victoria // Weed Res.— 1972.— **12**, N 1.— P. 46—57.

Williams C. B., Cockbill G. F., Gibbs M. E., Downer J. S. Studies in the migration of Lepidoptera // Trans. R. Entomol. Soc. Lond.— 1942.— **92**.— P. 101—283.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 05.12.84

УДК 639.2.081.8

Б. В. Солуха, С. К. Малькявичус, Ю. М. Максимов, Л. И. Гроня, В. Н. Коляденко

УПРАВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНИЕМ РЫБ С ПОМОЩЬЮ СЛАБЫХ ФИЗИЧЕСКИХ ПОЛЕЙ

Разработка методов управления поведением рыб связана с необходимостью решения задач пастбищного содержания, отпугивания от водозаборов, привлечения в ставные невода и тралы.

В целом поведение животных разделяют на **подготовительные** (ориентировочно-исследовательские) и **завершающие** акты. В настоящее время усилия исследователей сконцентрированы в направлении использования завершающих актов, детерминированно проявляющихся при действии слабых видоспецифических раздражителей (релизеров) и сильных воздействий, вызывающих болевые ощущения. Управление поведением животных с помощью релизеров оказывается нетехнологичным в силу существенной изменчивости инициируемых ими актов (сезонной, суточной, видовой, популяционной и т. п.). Применение сильных воздействий, например электрораздражения, требует больших затрат мощности, особенно в морской воде. Кроме того, такие раздражители оказываются эффективны только в ближнем поле.

Следовательно, чрезвычайно перспективен комплекс работ по изучению возможности управления поведением рыб путем формирования поискового поведения. Оно инициируется слабыми воздействиями любого вида. Единственными условиями для проявления ориентировочных актов являются способность ощущать воздействие и его новизна для животного. Однако ориентировочно-поисковое поведение стохастич-